

Étude chaetotaxique des Collemboles Isotomidae

Premiers résultats

par Louis DEHARVENG *

Abstract. — *Chaetotaxic studies on Collembola Isotomidae. First results.*

We examined here the chaetotaxy of ten species of Isotomidae in the first instar. Cephalic chaetotaxy seems very constant, with more setae than in the *Poduromorpha*. On the tergites, we found important variations between the species, especially about sensorial chaetotaxy and m — rank of setae. Isotominae have more setae than Anurophorinae. The homology with *Poduromorpha* is undeniable, but often cannot be established with a great precision. Chaetotaxy in Anurophorinae is typically paurochaetotic; on the other hand, three lines kept a more primitive and abundant chaetotaxy: the line of Isotominae, the line of *Hydroisotoma* and the line of *Coloburella* + *Ianstachia*. Chaetotaxic differences between *Entomobryomorpha* and *Poduromorpha* are finally underlined, as well as their common characters.

Résumé. — Nous avons étudié ici la chaetotaxie de dix espèces d'Isotomidae au premier stade. La chaetotaxie céphalique semble très constante, avec un plus grand nombre de soies que chez les *Poduromorpha*. Sur les tergites, nous avons trouvé d'importantes variations suivant les espèces en particulier au niveau de la chaetotaxie sensorielle et de la rangée m de soies. Les Isotominae possèdent plus de soies que les Anurophorinae. L'homologie avec les *Poduromorpha* est incontestable, mais souvent difficile à établir avec une grande précision. Chez les Anurophorinae, la chaetotaxie est typiquement paurochaetotique; à l'opposé, trois lignées ont conservé une chaetotaxie plus primitive et abondante: la lignée des Isotominae, la lignée de *Hydroisotoma* et la lignée de *Coloburella* + *Ianstachia*. Enfin, nous avons souligné les différences et les caractères communs du point de vue chaetotaxique, entre *Entomobryomorpha* et *Poduromorpha*.

Nous nous proposons dans ce travail de jeter les bases de l'étude chaetotaxique des Isotomidae dont seuls quelques aspects parcellaires ont fait jusqu'à présent l'objet de travaux.

Les recherches de SZEPTYCKI (1972) constituent cependant une exception; cet auteur a décrit avec précision la chaetotaxie des tergites thoraciques et abdominaux chez plusieurs *Entomobryomorpha*, parmi lesquels deux Isotomidae: *Isotomurus palustris* et *Isotoma viridis*. Il a également attiré l'attention sur l'intérêt des premiers stades dans les recherches chaetotaxiques, alors que l'animal n'a point encore été touché par la vague plurichaetotique.

* Laboratoire de Zoologie, Université P. Sabatier. ERA 490: « Écobiologie des Arthropodes édaphiques », 118, route de Narbonne, 31077, Toulouse Cédex, France.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons choisi dix espèces d'Isotomidac :

- Anurophorus serratus* Deharveng, 1976 : Les Angles (Pyrénées-Orientales) forêt de la Mate — 1 540 m.
Cryptopygus antarcticus Willem, 1901 : îles Kerguelen (Antarctique).
Folsomia 4-oculata (Tullberg), 1871 : Santander (Espagne) : Picos de Europa — 1 100 m.
Folsomides portucalensis Gama, 1961 : Balaruc-les-Bains (Hérault) : montagne de la Gardiole — 50 m.
Isotoma cf. *fennica* (Reuter), 1895 : Les Angles (Pyrénées-Orientales) : forêt de la Mate — 1 540 m.
Isotoma notabilis Schäffer, 1896 : Belvis (Aude) : forêt de Picaussel — 800 m.
Isotomurus cf. *fucicola* (Reuter), 1891 : Dourgne (Tarn) : Montagne Noire — 600 m.
Proisotoma palustris Cassagnau, 1959 : Casteil (Pyrénées-Orientales) : Canigou — 2 400 m.
Pseudisotoma monochaeta Kos, 1942 : Cambre d'Àze (Pyrénées-Orientales) : Planès — 2 350 m.
Tetracanthella gisini Cassagnau, 1959 : Argentière (Haute-Savoie) : mont Blanc — 3 000 m.

Pour chacune de ces espèces, dix individus au premier stade (pigment oculaire seul présent, rétinacle et face ventrale du manubrium sans soies) ont servi à établir le schéma chaetotaxique ; les régions du corps étudiées sont les suivantes : antenne I, labre, tergites et sternites thoraciques et abdominaux, région céphalique dorsale et ventrale. N'ont point été examinés cependant : abdomen V et VI (en général), pattes, face dorsale de la furca, labium, région latérale des segments du corps et de la tête, antennes II-III-IV.

Un examen complémentaire portant sur les adultes de ces dix espèces et, pour des points de détail, sur quelques autres espèces (chaetotaxie sensorielle chez *Coloburella*, *Hydroisotoma lanstachia*, etc.) nous a permis de préciser les modalités des variations phylogéniques, ontogéniques et individuelles.

CONVENTIONS DE NOMENCLATURE

Il existe chez les Isotomidac une assez grande variété de soies. Nous retiendrons les types principaux suivants :

- les soies banales qui seront indiquées par de simples lettres minuscules (a1, m1...);
- les macrochètes, manifestement dérivés des soies banales (taille plus grande, souvent capités ou ciliés), ainsi que les trichobothries d'origine et signification plus obscures, seront désignés par des lettres majuscules simples (M2, M6...);
- les soies sensorielles cylindriques, lisses, de taille inférieure aux soies banales (accp, al et as d'après SZEPTYCKI, 1972).

Si l'on se place du point de vue de l'ontogenèse, on rencontre deux catégories de soies :

- les soies primaires, qui forment le canevas chaetotaxique de base du premier stade (a, m, p, accp...);
- les soies secondaires, qui apparaissent au cours du développement postembryonnaire. Elles seront désignées par des lettres primées (p', pp'...). Leur étude précise ne sera pas abordée dans cet article.

La géométrie chaetotaxique, c'est-à-dire l'emplacement des soies sur les organes, est structurée en lignes ou rangées de façon arbitraire afin de permettre une description précise du schéma. Les lignes et rangées sont déterminées par homologie avec le schéma aujourd'hui classique des *Poduromorpha*. La nomenclature des soies des tergites que nous avons adoptée diffère de celle de SZEPTYCKI, en particulier au niveau des rangées m et p, ce qui traduit bien les incertitudes des homologies proposées.

En outre, chez les *Poduromorpha*, les soies sensorielles sont intégrées aux rangées m et p des tergites ; chez les Isotomidac elles font l'objet d'une nomenclature séparée (rangée accp, soies al et as), ce qui est certainement justifié, mais fausse plus encore les homologies entre les deux groupes.

I. CHAETOTAXIE CÉPHALIQUE AU PREMIER STADE

1. Description chez *Tetracanthella gisini* (fig. 1 et 2 D)

Le labre porte 14 soies en 3 rangées transversales : une rangée antérieure de 4 soies, une médiane de 5 soies, une postérieure de 5 soies. Il y a 8 soies elyptées (4 + 3 + 1).
Le premier segment antennaire a 11 soies banales et 1-2 soies sensorielles.

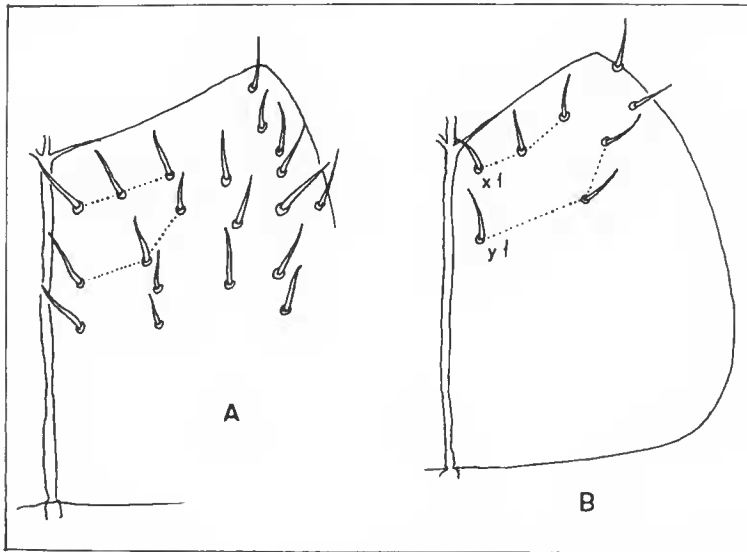


FIG. 1. — Région ventrale céphalique chez *Tetracanthella gisini* adulte (A) et jeune au 1^{er} stade (B).

L'aire frontale est organisée en lignes : une ligne sd (5 soies), une ligne d (5 soies) et une région axiale portant 3 soies.

L'aire oculaire porte 3 soies oe (OC2 macrochète).

L'aire du vertex n'est séparée de l'aire frontale par aucune suture visible. Elle est structurée en rangées paires de soies. On trouve par côté d'avant en arrière : 4 soies v, 3 soies cv, 4 soies e, 5 soies p et 4 soies pp (CV 5 macrochète). La nomenclature étant établie par homologie avec celle des *Poduromorpha*, on peut admettre l'absence des soies v 4, ev 4, ev 4 et c 4.

La frontière entre la région dorsale céphalique et la région latérale est jalonnée par 5 soies g (G1 macrochète).

La face ventrale de la tête porte 6 soies de chaque côté (3 soies x, 3 soies y) (fig. 1 B).

Le labium, la région latérale de la capsule céphalique et les segments II, III et IV de l'antenne n'ont pas été examinés.

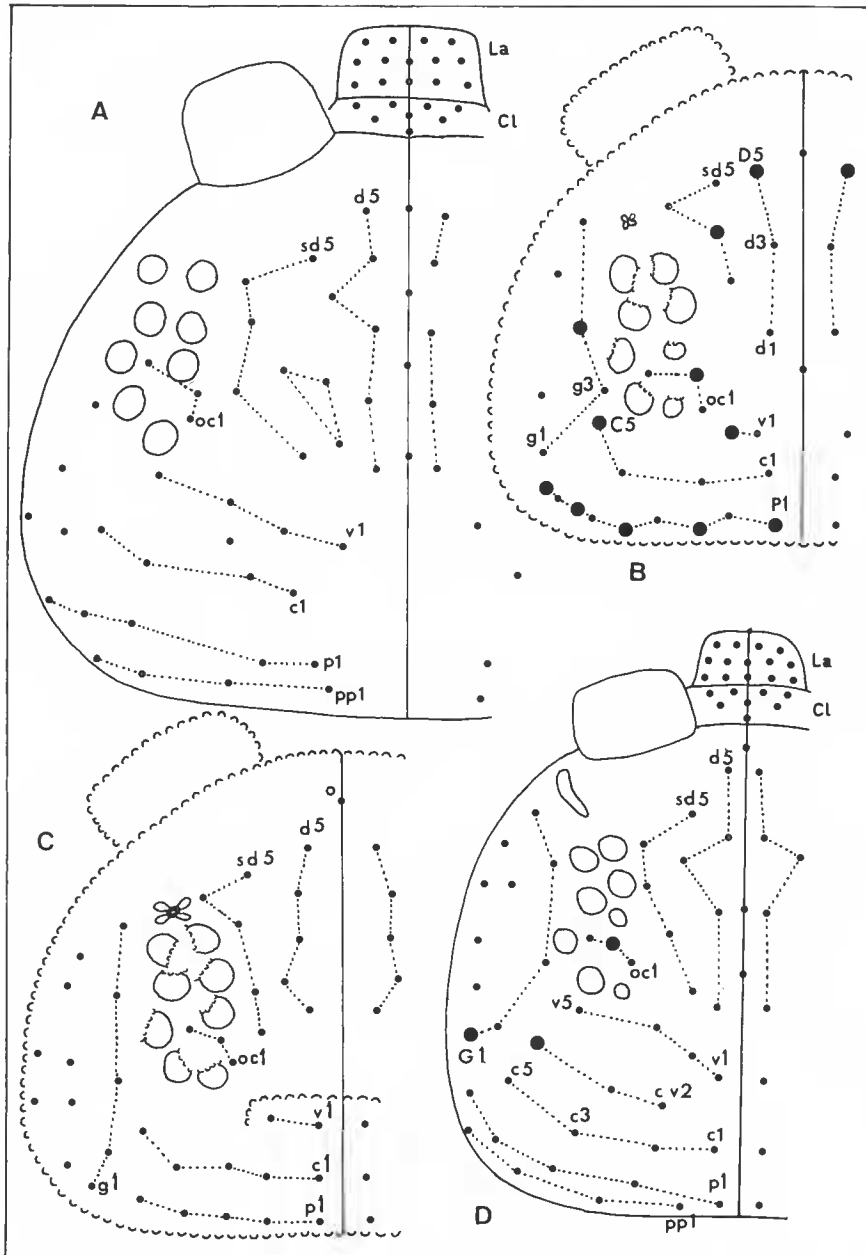


FIG. 2. — Chaetotaxie céphalique dorsale : A, *Lepidocyrtus curvicollis* (forêt de la Matc — Pyrénées-Orientales) ; B, *Triacanthella perfecta* (Dourgne — Tarn) ; C, *Hypogastrura* sp. (cf. CASSAGNAU, 1974) ; D, *Tetracanthella gisini*.

La : labre ; Cl : clypeus. Grands cercles pleins : macrochètes ; petits cercles pleins : soies banales.

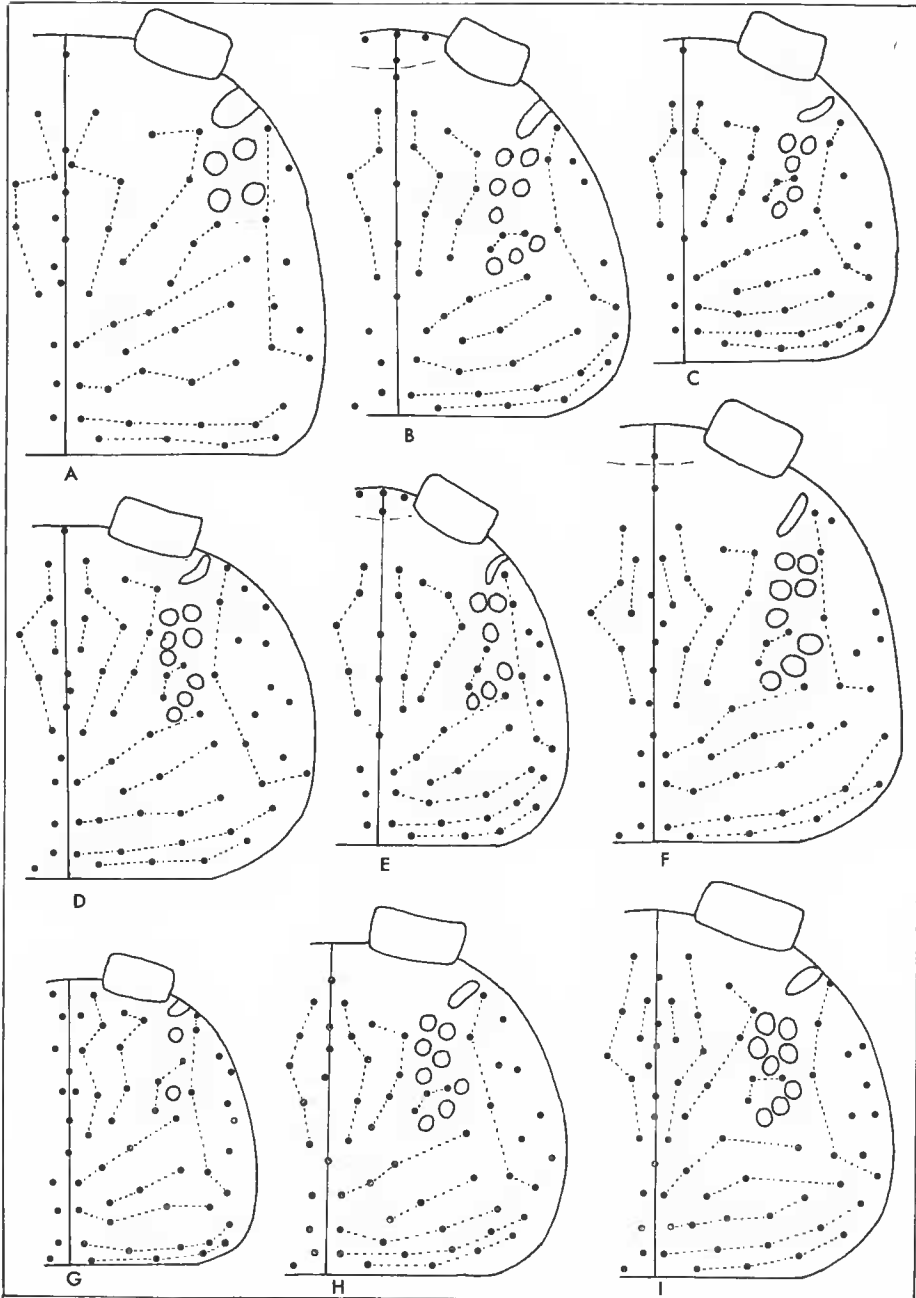


FIG. 3. — Chaetotaxie céphalique dorsale : A, *Isotoma notabilis* ; B, *Anurophorus serratus* ; C, *Folsomides portucalensis* ; D, *Pseudisotoma monochaeta* ; E, *Cryptopygus antarcticus* ; F, *Isotoma* cf. *fennica* ; G, *Folsomia* 4-*oculata* ; H, *Proisotoma palustris* ; I, *Isotomurus* cf. *fucicola*.
 (Symboles : cf. fig. 2).

2. Variations spécifiques (fig. 3) et individuelles

Les autres espèces d'Isotomidae examinées ici présentent peu de différences avec la chaetotaxie céphalique au premier stade de *Tetracanthella gisini*.

Les variations observées portent sur le nombre de soies a, le nombre de soies c, le degré d'hétérochaetose, enfin la géométrie chaetotaxique.

Les Isotominae *Isotoma notabilis*, *I. cf. fennica*, *Isotemurus cf. fucicola*, *Pseudisotoma monochaeta* possèdent un revêtement plus abondant que les Anurophorinae s.l. ; 8 à 11 soies a et 5 soies c pour les premiers contre 3 à 7 soies a et 4 soies c pour les seconds.

Aucune autre espèce étudiée ne possède de macrochètes céphaliques ; on retrouve cependant une hétérochaetose comparable à celle de *Tetracanthella gisini* chez toutes les *Tetracanthella* et *Uzelia*.

Les variations dans la géométrie chaetotaxique céphalique semblent d'une part conditionnées par le degré de régression de l'appareil oculaire (remontée de la rangée v chez *Isotoma notabilis*) et d'autre part sans déterminisme morphologique évident (forme de la rangée d).

La chaetotaxie céphalique de base apparaît donc comme très stable dans la famille, sauf au niveau des soies axiales.

En ce qui concerne les variations individuelles, seule mérite d'être signalée la grande labilité des soies axiales chez les Isotomidae d'un individu à l'autre. Les autres variations observées ne semblent pas plus importantes que celles qui existent chez les *Poduromorpha*.

3. Chaetotaxie céphalique comparée des Isotomidae, Entomobryidae et Hypogastruridae.

Malgré le manque d'informations sur la chaetotaxie céphalique des Entomobryidae, dont nous n'avons examiné qu'une espèce, il est manifeste que chacune des trois familles étudiées possède un schéma chaetotaxique original, dont nous allons brosser les grandes lignes.

HYPOGASTRURIDAE (sauf *Triacanthella*) : région du vertex peu développée, munie de 2 soies v + 5 soies c + 5 soies p par côté, au maximum (genre *Hypogastrura*). Région frontale relativement longue avec 5×2 soies d + 5×2 soies sd + 1 soie a, au maximum. Antenne 1 porte 7 soies (fig. 2 C).

HYPOGASTRURIDAE (genre *Triacanthella*) (fig. 2 B) : la nomenclature chaetotaxique que nous proposons ici diffère sensiblement de celle que nous avons adoptée auparavant (CASSAGNAU et DEHARVENG, 1974). Ce genre présente une chaetotaxie de type hypogastrurien, réduite, sauf au niveau de la rangée p qui compte 9 soies et de la ligne a qui renferme 2 soies.

ISOTOMIDAE : schéma chaetotaxique plus riche en soies que celui des Hypogastruridae (63 soies au minimum sur la région dorsale céphalique contre 45 au maximum chez les Hypogastruridae, sans les soies oc et la ligne g). C'est essentiellement la région du vertex

qui s'enrichit : 4 soies v + 3 soies ev + 4 ou 5 soies e + 5 soies p + 4 soies pp, soit par côté 20-21 soies contre 15 (au maximum) chez les Hypogastruridae (genre *Triacanthella*). A noter que les 9 soies p chez *Triacanthella* pourraient bien correspondre aux 5 soies p + 4 soies pp des Isotomidae.

La région frontale, chez les Isotomidae, gagne des soies axiales a supplémentaires ; on en compte 3 à 11 (1 ou 2 chez les Hypogastruridae).

Les antennes I portent 11 soies banales (+ 1-2 sensorielles) contre 7 chez les Hypogastruridae.

ENTOMOBRYIDAE : avec 68 soies dorsales, on retrouve un nombre proche de celui des Isotomidae (63). Chez les Entomobryidae, la région frontale s'élargit et s'enrichit en soies : chez *Lepidocyrtus curvicollis* il y a 4 soies axiales a + 6×2 soies d + 5×2 soies sd + 3×2 soies surnuméraires, soit 32 soies frontales (23 à 31 chez les Isotomidae, 21 au maximum chez les Hypogastruridae). L'aire du vertex s'élargit également déterminant une zone axiale dépourvue de soies. On trouve par côté dans la région du vertex : 4 soies v + 1 soie ev + 4 soies e + 5 soies p + 4 soies pp, soit 18 soies (15 chez les Hypogastruridae, 20-21 chez les Isotomidae).

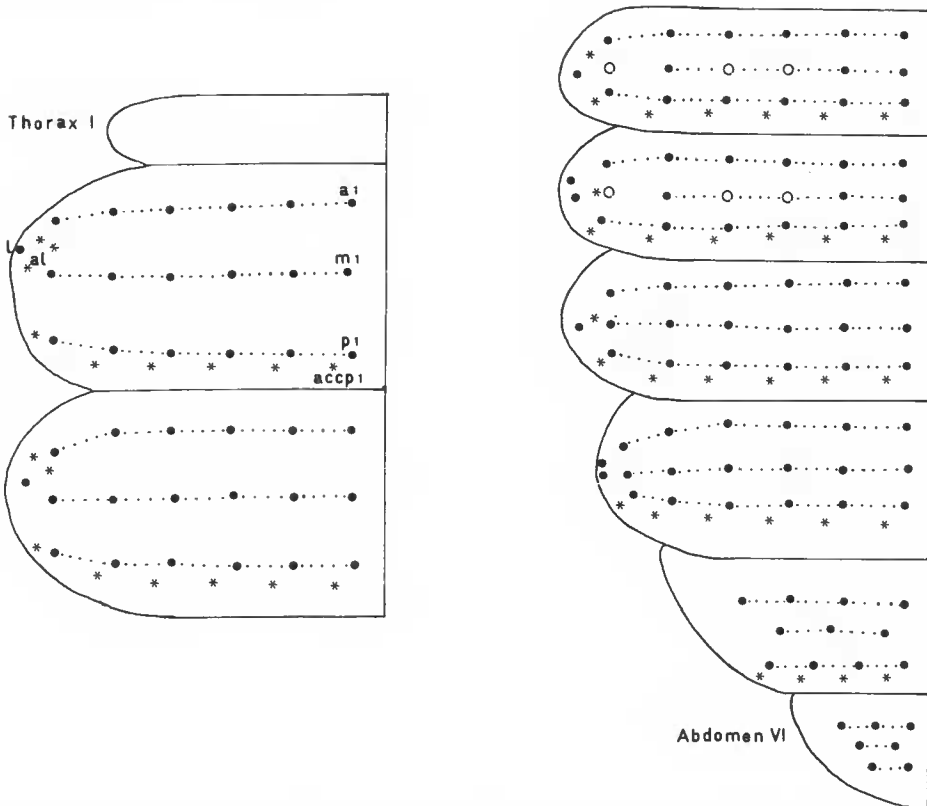


FIG. 4. — Chaetotaxie des tergites d'un Isotomide primitif synthétique. Cercles pleins : soies ordinaires présentes ; cercles vides : soies ordinaires absentes ; étoiles : soies sensorielles.

Il semble donc que les *Entomobryomorpha* se caractérisent par une région du vertex plus développée que celle des *Poduromorpha* et une chaetotaxie céphalique dorsale plus riche.

Il existe enfin de nombreux caractères qui, cette fois, rapprochent *Entomobryomorpha* et *Poduromorpha* et peuvent donc être considérés comme appartenant à leur ancêtre commun : les 3 soies oculaires, les 14 soies labiales (13 chez *Triacanthella*), les 6 soies ventrales céphaliques, les analogies même du canevas chaetotaxique (chez certaines espèces, ces caractères ont régressé, chez les Neanuridae en particulier, en liaison avec des évolutions très poussées des pièces buccales ou du revêtement).

II. CHAETOTAXIE DORSALE AU PREMIER STADE

La chaetotaxie dorsale des Isotomidae varie largement suivant les espèces, contrai-

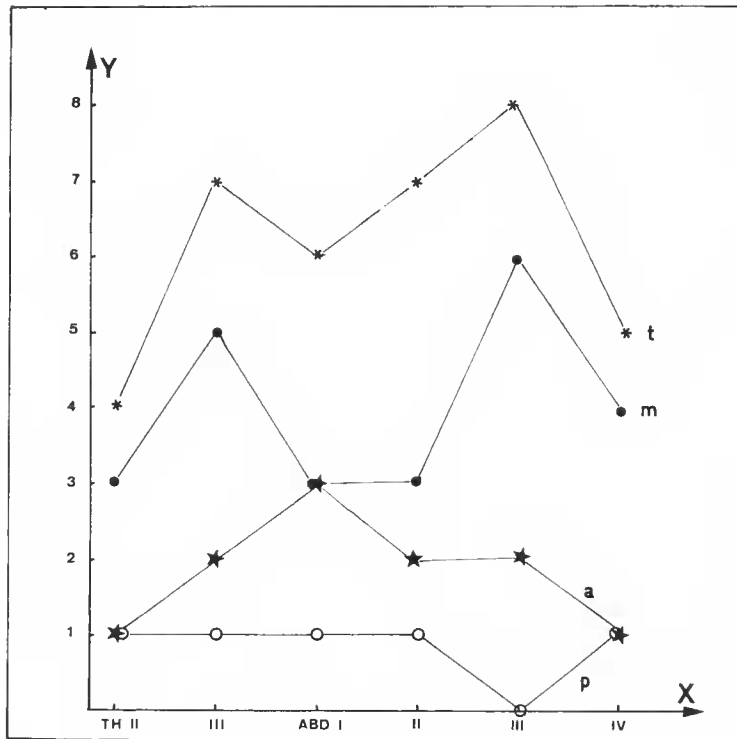


FIG. 5. — Courbe du nombre maximum de soies perdues (Y) au cours de l'évolution paurochaetotique par demi-tergite (X : thorax II à abdomen IV. Ne sont prises en considération que les soies a, m, p et t) et par rangée (a, m, p) par rapport au schéma chaetotaxique synthétique. t représente le nombre maximum de soies ordinaires perdues par demi-tergite ($t = t$ de la chaetotaxie synthétique — t minimum : cf. tableau I).

Les valeurs prises par Y pour a, m, p et t et pour chaque demi-tergite sont celles des espèces les plus touchées par la paurochaetose parmi les dix espèces étudiées.

remment à la chaetotaxie céphalique. Malgré tout, les homologies interspécifiques restent assez aisées à établir, soies sensorielles et macrochètes servant de points de repère.

1. Chaetotaxie dorsale primitive synthétique (fig. 4)

La chaetotaxie décrite ci-dessous est celle d'un Isotomide primitif hypothétique, obtenue par comparaison des différentes espèces au premier stade. Elle se rapproche de la chaetotaxie observée chez *Isotomurus* cf. *fucicola* (fig. 6 B, C).

Le revêtement est homochaetotique, de soies courtes et égales sur tout le corps.

Les tergites thoraciques II et III présentent une chaetotaxie semblable : 6 soies a + 6 soies m + 6 soies p + 1 soie l + 2 ou 3 soies al (sensorielles) + 6 soies accp (sensorielles) par demi-tergite.

L'homologie sériale des tergites thoraciques et abdominaux pose quelques problèmes ; les segments I et II de l'abdomen, en particulier, ont une chaetotaxie réduite. La position des soies sensorielles fournit les meilleures indications.

Nous ne suivrons pas SZEPTYCKI pour lequel les rangées a, m, p ont toutes perdu un grand nombre de soies ; il nous semble plutôt que la paurochaetose, que ce soit au cours de l'évolution ou dans l'homologie sériale, frappe préférentiellement la rangée m ; c'est par exemple celle-ci qui s'appauvrit quand on passe des *Isotomurus* aux Anurophorinae (au niveau des tergites thoraciques). CASSAGNAU (1974) arrive aux mêmes conclusions chez les *Poduromorpha* qu'il a pu étudier. Mais c'est avant tout par souci de commodité que nous adoptons cette nouvelle nomenclature.

Les segments abdominaux I et II ont sensiblement le même revêtement par demi-tergite : 6 soies a + 3 soies m + 6 soies p + 1-2 soies l + 1 soie al + 6 soies accp.

Sur le segment III, on retrouve une chaetotaxie plus complète : 6 soies a + 6 soies m + 6 soies p + 6 soies accp + 1 soie al. Les soies latérales l sont en nombre variable.

Le segment IV porte : 6 soies a + 6 soies m + 6 soies p + 1-2 soies l + 6 soies accp ; il n'y a pas de soie al.

Les segments V et VI de l'abdomen présentent toujours une chaetotaxie largement altérée par suite de leur forte convexité et de modifications morphologiques diverses (épines anales, cryptopygie, soudure...). Nous trouvons cependant sur le segment V 4 soies a (au moins) + 3 soies m + 4 soies p (au moins) + 4 soies accp.

Le segment VI est encore plus difficile à étudier ; l'absence de toute soie sensorielle le caractérise suffisamment.

2. Évolution de la chaetotaxie sensorielle au cours de la phylogenèse (fig. 6 à 9)

La chaetotaxie sensorielle, contrairement à ce qui se passe chez les *Poduromorpha* où elle reste stable, a évolué au cours de la phylogenèse, par paurochaetose et plurichaetose (réduction et augmentation du nombre des soies, cf. CASSAGNAU, 1974).

La plurichaetose sensorielle est fixée au premier stade (nous n'avons jamais observé l'apparition de soies sensorielles au cours des stades suivants). Seuls certains Isotominae et les genres *Coloburella*, *Ianstachia* et *Hydroisotoma* présentent des soies sensorielles surnu-

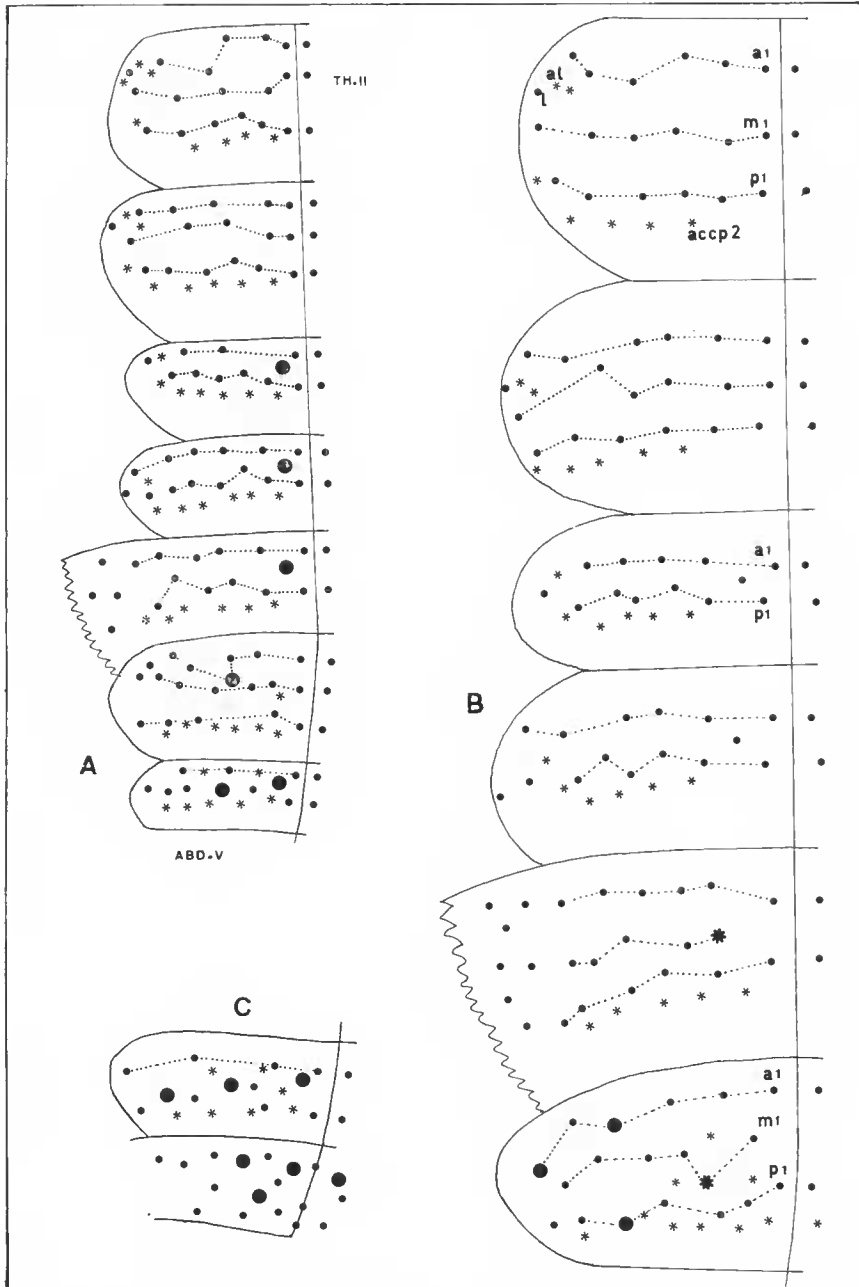


FIG. 6. — Chaetotaxie par demi-tergite du thorax et de l'abdomen : A, *Isotoma notabilis* ; B, *Isotomurus* cf. *fucicola*, thorax II à abdomen IV ; C, *id.*, abdomen V et VI. Grands cercles : macrochètes ; petits cercles : soies banales ; grandes étoiles : trichobothries ; petites étoiles : soies sensorielles.

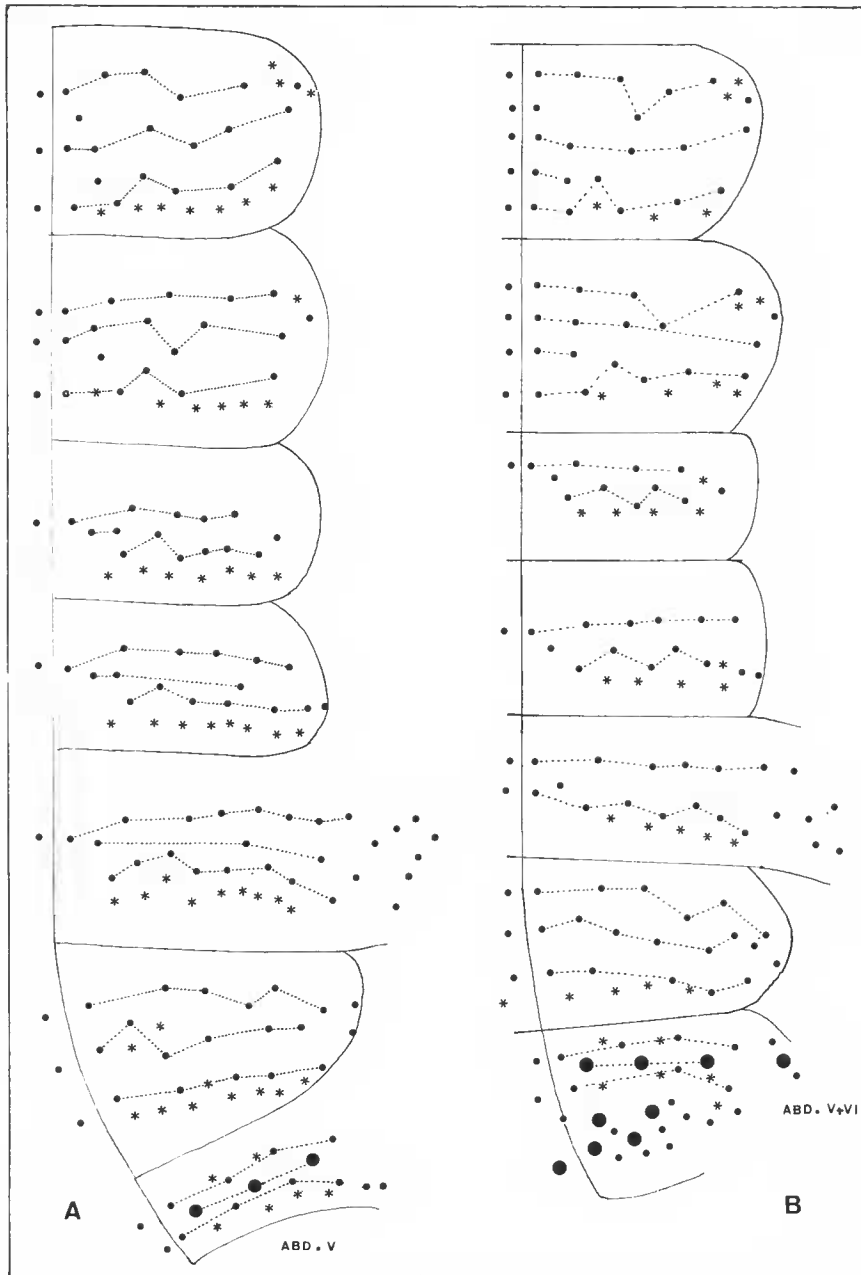


FIG. 7. — Chaetotaxie par demi-tergite du thorax et de l'abdomen : A, *Isotoma* cf. *fennica* ; B, *Pseudisotoma monochaeta*.
(Symboles : cf. fig. 6.)

méraires, particulièrement dans la région postérieure du corps (abdomen IV-V : soies « as » de SZEPTYCKI). Chez *Isotoma* cf. *fennica*, la rangée aep est affectée d'une plurichaetose modérée sur tous les segments du corps (1-2 soies aep surnuméraires). Ces soies surnuméraires sont d'emblée en place dès le premier stade.

La paurochaetose frappe surtout la rangée aep. Cette rangée est complète ou légèrement réduite chez les Isotominae et les genres *Coloburella*, *Ianstachia* et *Hydroisotoma* avec une formule minimum observée de 3,4/4, 4, 5, 4, 4 (par demi-tergite, de thorax II à abdomen V). Chez les Anurophorinae s.l., la formule maximum observée est 11/22324 (chez *Tetracanthella gisini*). Nous tenons là un excellent caractère séparatif de la sous-famille Anurophorinae ; il ne faut cependant pas oublier que l'appauvrissement du revêtement sensoriel a pu intervenir indépendamment dans différentes lignées et ne saurait en aucun cas fonder l'unité phylogénique du taxon Anurophorinae.

3. Évolution de la chaetotaxie ordinaire au cours de la phylogenèse (fig. 6 à 9)

Paurochaetose et hétérochaetose (cf. CASSAGNAU, 1974) sont les deux directions évolutives principales que suit la chaetotaxie ordinaire de base au cours de l'évolution.

La plurichaetose et le déplacement des sites constituent deux phénomènes accessoires dont nous dirons quelques mots.

La paurochaetose se développe suivant un gradient centrifuge au niveau de chaque demi-tergite, ainsi que l'avait déjà noté CASSAGNAU (1974) chez les *Poduromorpha*. La rangée m est frappée la première, et ce sont en général les soies médianes de cette rangée qui disparaissent. Si nous considérons le tableau I relatif aux dix Isotomidae étudiés, la différence entre le nombre de soies de la chaetotaxie synthétique et le nombre minimum, pour une rangée ou un demi-tergite, mesure le nombre de soies qui peuvent disparaître au cours de l'évolution chaetotaxique régressive ; exprimée en fonction du demi-tergite considéré et par rangée, nous obtenons la courbe schématisée figure 5. On y voit nettement que la rangée m est la plus touchée par la paurochaetose évolutive.

Sur un même individu, il est clair (tabl. I) que les tergites du milieu du corps sont les plus pauvres en soies (abdomen I-II-III). Mais quels sont les tergites les plus touchés par la paurochaetose ? Ce sont thorax III et abdomen II et III (fig. 5, courbe t : nombre total de soies disparues). On peut imaginer une signification évolutive aux phénomènes mis en évidence : la paurochaetose frappe le milieu des tergites du milieu du corps préférentiellement. Elle remonte (au cours de l'évolution) vers les extrémités du corps et à un moindre degré, sur un même tergite, vers les extrémités du tergite (rangées a et p).

L'utilité taxonomique de ces démonstrations ne doit pas être négligée. Lors d'une hiérarchisation des caractères il faudra donner aux soies les moins labiles (rangées a et p des tergites) une valeur supérieure aux autres soies dorsales.

L'hétérochaetose constitue la deuxième direction évolutive essentielle de la chaetotaxie sensorielle. Les formes à revêtement de base entièrement homochaetotique sont peu nombreuses (le genre *Coloburella*, que nous nous proposons d'étudier lors de publications ultérieures, en est une).

Le plus souvent, il existe des soies modifiées au moins sur les derniers segments du corps (abdomen V-VI).

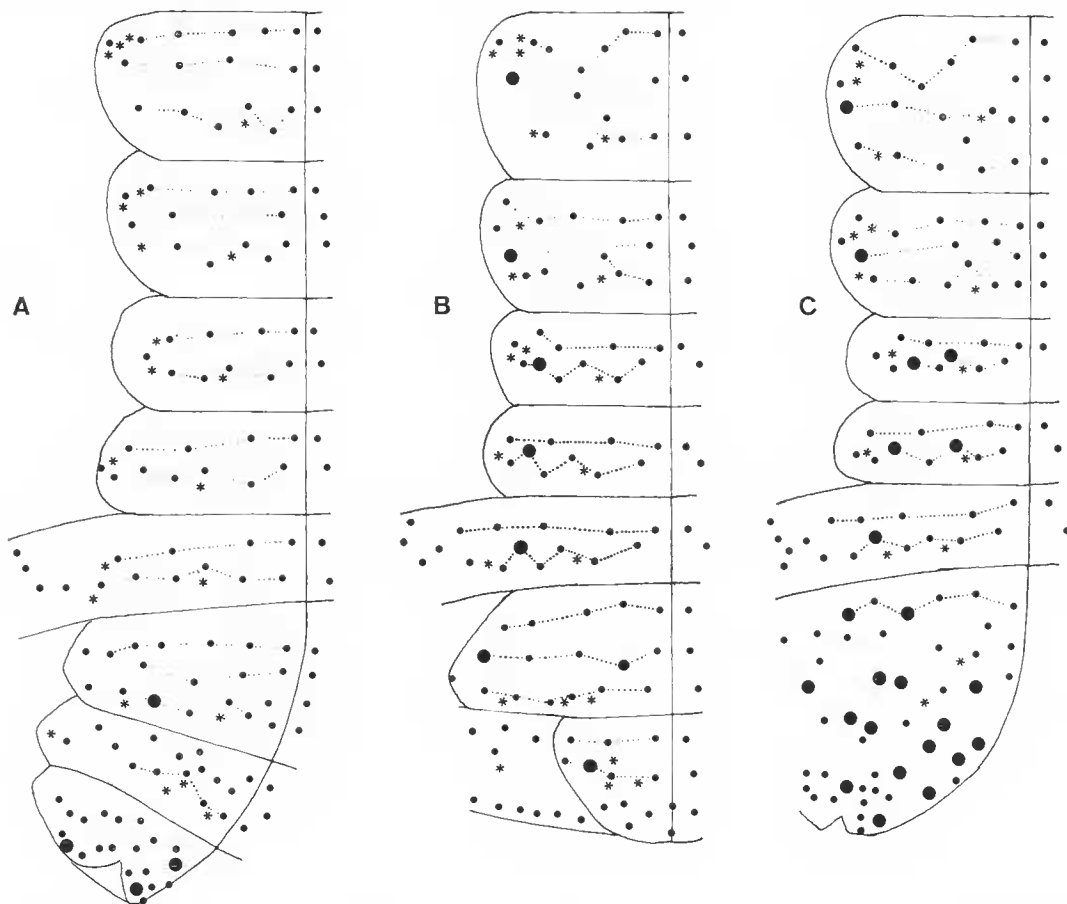


FIG. 8. — Chaetotaxie par demi-tergite du thorax et de l'abdomen : A, *Proisotoma palustris* ; B, *Cryptopygus antarcticus* ; C, *Folsomia 4-oculata*.
(Symboles : cf. fig. 6.)

Les Anurophorinae possèdent toujours, en outre, un macrochète latéral différencié, en P5 sur les tergites abdominaux II, III, IV (et souvent I et V), en M6 sur les tergites thoraciques. Certains genres montrent une remarquable hétérochaetose (*Tetracanthella*) portant sur de nombreuses soies.

Les trichobothries constituent des soies modifiées très particulières. Chez *Isotomurus*, elles semblent apparaître régulièrement au premier stade sur abdomen IV et V en M2 (*I. cf. fucicola*, *I. palustris*). D'autres trichobothries apparaissent au cours du développement chez certaines espèces suivant des modalités qui ne sont pas connues précisément.

Chez *Isotoma cf. fennica* et *Pseudisotoma monochaeta*, la plurichaetose se trouve amorcée dès le premier stade (quelques soies supplémentaires sur le thorax et abdomen IV-V). Mais ce phénomène ne s'exprime complètement qu'au cours du développement.

TABLEAU I. — Nombre de soies par rangées et par demi-tergite chez les Isotomidae étudiés.

	THORAX II								THORAX III								ABDOMEN I							
	a	m	p	l	t	accp	al	ts	a	m	p	l	t	accp	al	ts	a	m	p	l	t	accp	al	ts
<i>Chaetotaxie synthétique primitive</i>	6	6	6	1	19	6	3	9	6	6	6	1	19	6	2	8	6	3	6	1	16	6	1	7
<i>Isotomurus cf. fucicola</i>	6	6	6	1	19	5	2	7	6	6	6	1	19	5	2	7	5	1	6	1	13	5	1	6
<i>Isotoma notabilis</i>	5	5	6	1	17	5	3	8	5	5	6	1	17	6	2	8	3	1	6	1	11	6	1	7
<i>Isotoma cf. fennica</i>	5	6	6	1	20	7	3	19	5	6	5	1	17	6	1	7	5	2	6	1	14	7	0	7
<i>Pseudisotoma monochaeta</i>	6	5	6	1	21	3	2	5	5	4	6	1	18	4	2	6	4	1	5	1	11	4	1	5
<i>Folsomia 4-oculata</i>	6	5	6	1	19	2	2	4	5	4	6	1	16	2	2	4	4	0	6	1	11	1	1	2
<i>Proisotoma palustris</i>	5	4	6	1	16	1	3	4	4	3	5	1	13	2	2	4	4	0	5	1	10	2	1	3
<i>Cryptopygus antarcticus</i>	6	3	5	1	15	2	3	5	5	2	6	1	14	2	1	3	4	0	6	1	11	2	1	3
<i>Tetracanthella gisini</i>	6	5	6	1	18	1	3	4	5	4	6	1	16	1	2	3	4	0	6	1	11	2	1	3
<i>Folsomides portucalensis</i>	6	3	6	1	16	1	2	3	4	1	6	1	12	1	2	3	4	0	6	1	11	2	1	3
<i>Anurophorus serratus</i>	6	4	6	1	17	0	2	2	5	1	6	1	13	0	2	2	4	0	6	1	11	1	0	1

TABLEAU I (suite).

	ABDOMEN II							ABDOMEN III							ABDOMEN IV							
	a	m	p	l	t	accp	al	ts	a	m	p	t	accp	al	ts	a	m	p	l	ts	accp	t
Chaetotaxie synthétique primitive	6	3	6	2	17	6	1	7	6	6	6	18	6	1	7	6	6	6	2	20	6	6
<i>Isotomurus</i> cf. <i>fucicola</i>	6	1	6	2	15	5	1	6	6	5	6	17	5	0	5	6	6	6	1	19	6	9
<i>Isotoma notabilis</i>	6	1	6	2	15	6	1	7	6	1	6	13	6	0	6	6	6	5	2	19	6	7
<i>Isotoma</i> cf. <i>fennica</i>	6	3	6	1	16	8	0	8	8	3	8	19	9	0	9	6	6	5	2	19	8	10
<i>Pseudisotoma monochaeta</i>	6	1	5	2	14	4	1	5	6	1	7	14	5	0	5	6	6	5	2	19	4	4
<i>Folsomia 4-oculata</i>	4	0	6	1	11	1	1	2	5	0	6	11	2	0	2	6	?	?	?	?	?	?
<i>Proisotoma palustris</i>	4	0	6	1	11	1	1	2	4	0	6	10	2	1	3	6	4	6	2	18	2	2
<i>Cryptopygus antarcticus</i>	4	0	6	0	10	1	1	2	5	0	6	10	2	0	2	5	5	6	1	17	3	3
<i>Tetracanthella gisini</i>	4	0	6	1	11	2	1	3	4	0	6	10	3	0	3	5	5	6	2	18	2	2
<i>Folsomides portucalensis</i>	3	0	6	1	10	1	1	2	4	1	6	11	3	0	3	5	5	6	1	17	2	2
<i>Anurophorus serratus</i>	4	0	6	1	11	1	0	1	4	0	6	10	1	0	1	5	2	6	2	15	2	2

a, m, p, l, accp, al : rangées ou groupes de soies.

t : total des soies ordinaires des rangées a, m, p et l. Sur abdomen III, les soies l n'ont pas été comptées. Ont été comptées les soies surnuméraires appartenant ou non à une rangée, sur les tergites ; dans le second cas, le total se trouve donc supérieur à la somme des soies des différentes rangées (exemple : thorax II de *Pseudisotoma monochaeta*).

ts : total des soies sensorielles (quand $ts > accp + al$, c'est qu'il existe des soies sensorielles surnuméraires non rattachées à accp ni à al).

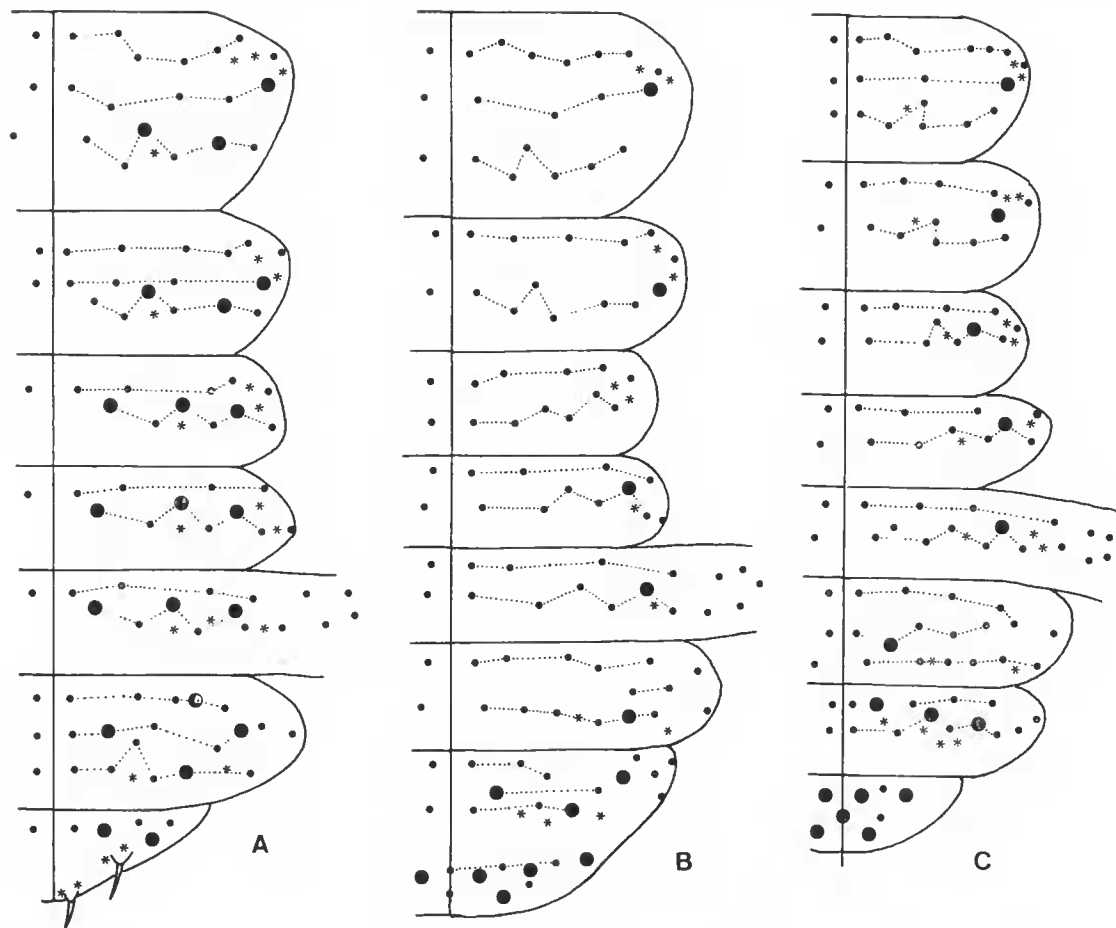


FIG. 9. — Chaetotaxie par demi-tergite du thorax et de l'abdomen : A, *Tetracanthella gisini* ; B, *Anurophorus serratus* ; C, *Folsomides portucalensis*.
(Symboles : cf. fig. 6.)

Enfin, la question du déplacement des sites des soies demanderait des études statistiques poussées. Signalons la remontée de la soie p₃ chez la majorité des espèces étudiées et sur tous les tergites.

La chaetotaxie non sensorielle de base apparaît donc comme très diversifiée chez les Isotomidac. Cette diversification s'accuse encore au cours du développement, mais le trop grand nombre de soies gêne considérablement, alors, l'étude chaetotaxique. C'est donc au canevas de base qu'il faut s'adresser pour obtenir les indications phylogénétiques les plus intéressantes.

4. Variations individuelles dans le canevas chaetotaxique de base

Elles paraissent relativement minimes, localisées principalement aux segments abdominaux IV-V (où la plurichaetose sera par ailleurs la plus intense au cours du développement).

III. CHAETOTAXIE VENTRALE (THORAX I à ABDOMEN IV)

Nous n'avons étudié que quelques éléments de cette chaetotaxie, à savoir la chaetotaxie des sternites thoraciques I, II, III, du tube ventral, des sternites abdominaux II, III (rétinacle), IV (furca). A été laissée de côté la chaetotaxie des pattes, de la face dorsale de la furca, des syncoxites furcaux, des sternites abdominaux V et VI.

Au premier stade, chez les dix espèces examinées, les sternites thoraciques sont dépourvus de soies. Il en apparaît parfois chez l'adulte. Ces soies secondaires ont d'ailleurs une grande valeur phylogénétique, comme nous le montrerons dans notre révision des *Tetracanthella* (en préparation) et comme l'avait entrevu FJELLBERG, 1973. Par exemple, l'adulte de *Tetracanthella gisini* est dépourvu de toute soie thoracique ventrale ; l'adulte de *T. wahlgreni* en possède 1 + 1 à thorax III ; l'adulte d'*Isotomodes productus* en porte 1 + 1 ou plus à chacun des trois sternites thoraciques.

Le premier segment abdominal au premier stade porte les seules soies du tube ventral, à savoir une soie antéro-basale et 2 latéro-distales par côté ; ces 6 soies du tube ventral semblent bien représenter le nombre primitif commun à tous les Collembolés. Nous les retrouverons en tout cas chez les Hypogastruridae, Neanuridae et Tomoceridae au premier stade. Au cours du développement, le tube ventral acquiert des soies surnuméraires chez tous les Isotomidae : 1 soie antéro-basale secondaire par côté chez *Tetracanthella*, un grand nombre chez divers *Isotoma* et *Isotomurus*.

Le second sternite abdominal possède 1 ou 2 soies latérales au premier stade. L'espace entre ces soies et le tergite, dépourvu de soies chez le jeune, en gagne un nombre variable chez l'adulte.

Le troisième sternite abdominal porte des soies assez nombreuses en continuité avec les soies dorsales. Le rétinacle, toujours dépourvu de soies au premier stade, en acquiert généralement 1 (la plupart des Anurophorinae) ou plusieurs (la plupart des Isotominae) chez l'adulte.

Le quatrième segment abdominal est le segment furcal.

IV. L'APPAREIL FURCAL

L'évolution de l'appareil furcal (furca + rétinacle) relève de processus adaptatifs et non adaptatifs étroitement mêlés. D'une façon générale, l'adaptation à la vie édaphique s'accompagne d'une régression de l'appareil furcal ; la disparition de la furca et du rétinacle dans plusieurs lignées (*Anuphorus*, *Uzelia*...) constitue un obstacle sérieux à l'utilisation de ces organes en phylogénèse.

1. L'appareil furcal au premier stade

Au premier stade, les caractères de la furca et du rétinaele observés chez les dix espèces étudiées, chez *Ianstachia crassicauda* et chez *Hydroisotoma shaefferi* sont les suivants :

- rétinaele dépourvu de soies ;
- manubrium dépourvu de soies ventrales, portant toujours quelques soies dorsales ;
- dens ne différant que peu de celle de l'adulte ; elle paraît plus trapue et parfois sa chaetotaxie semble moins abondante.

2. Les trois types d'appareils furcaux (description chez l'adulte)

C'est la dens qui doit être utilisée dans la définition de ces trois types, à cause de sa stabilité au cours de l'ontogenèse.

Type à dens cylindrique (« primitif ») : dens non annelée, cylindrique, sans différenciation nette face dorsale-face ventrale. Sa chaetotaxie est à peu près régulière (soies égales) et assez uniformément répartie. Sa longueur est moyenne (elle n'atteint pas en général le tube ventral). La furca reste sous abdomen IV. Ce type est rencontré chez *Hydroisotoma schaefferi* et *Ianstachia crassicauda*.

Type à dens annelée (tendance « épigée ») : dens longue (elle atteint très généralement le tube ventral) et effilée. Elle présente une face ventrale lisse et munie de soies nombreuses, une face dorsale annelée et portant quelques soies plus fines seulement (3-7). Le manubrium, chez l'adulte, porte au moins 1 + 1 soies ventrales subapicales.

La furca est déportée vers l'arrière du corps.

A ce type correspondent les genres : *Isotomurus*, *Isotoma*, *Pseudisotoma*, *Vertagopus*, *Isotomiella*, *Isotomina*, *Folsomia* (la plupart des espèces), certains *Proisotoma*. *Entomobryidae* et *Tomoceridae* se rapprochent de ce type furcal.

Type à dens réduite (tendance « édaphique ») : la dens, courte, ne dépasse jamais le tube ventral. Elle est subcylindrique, non annelée. La face ventrale porte un petit nombre de soies (0 à 3), toujours moins que la face dorsale. Le rétinaele n'a, chez l'adulte, qu'une soie (ou aucune). Le manubrium est dépourvu de soies ventrales, ou parfois en possède une paire, subapicales. La furca reste sous abdomen IV.

A ce type doivent être rattachées les furca régressées ou absentes, car il existe tous les intermédiaires. Nous y rangeons les genres : *Tetracanthella*, *Uzelia*, *Folsomides* s.l. ; certains *Proisotoma*, certains *Cryptopygus*, etc.

V. CHAETOTAXIE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

L'évolution chaetotaxique postembryonnaire des Isotomidae s'exprime par une pluri-chaetose d'intensité variable suivant l'espèce et l'organe considéré.

1. Remarquable stabilité du revêtement sensoriel

La chaetotaxie sensorielle n'évolue pratiquement plus après l'écllosion ; il n'apparaît aucune soie sensorielle dorsale secondaire ; seules, quelques sensilles nouvelles semblent se former au niveau de l'antenne au cours de la vie postembryonnaire chez les espèces étudiées.

2. Plurichaetose chez les différentes espèces étudiées

Seuls, quelques Anurophorinae des genres *Uzelia* ou *Tetracanthella* sont très peu touchés par la plurichaetose. A l'opposé, le revêtement de certains *Folsomia*, d'*Isotoma*, etc. est très dense chez l'adulte.

Cette plurichaetose peut revêtir deux aspects :

— chez la plupart des espèces, les soies secondaires qui apparaissent atteignent rapidement la dimension des soies banales primaires ; il y a alors chez l'adulte un revêtement homochaetotique — ou hétérochaetotique — bien tranché (soies banales-macrochètes) ;

— chez de nombreux Isotominae (*Isotomurus* cf. *fucicola* par exemple), la croissance des soies secondaires ou primaires semble indéfinie depuis la date de leur apparition ce qui détermine chez l'adulte, à partir d'un revêtement primaire homochaetotique le plus souvent, un revêtement hétérochaetotique secondaire avec tous les intermédiaires entre soies banales et macrochètes.

3. Plurichaetose au niveau des différentes régions du corps étudiées

Dans tous les genres, la dens est peu ou pas touchée par la plurichaetose et le labre pas touché du tout.

Chez les Isotominae, la plurichaetose frappe tous les organes avec une forte intensité dans la plupart des cas. Les régions les moins touchées sont le rétinaele (1 seule soie chez les *Isotoma nctabilis* adultes) et les sternites thoraciques (souvent dépourvus de soies même chez l'adulte).

Chez les Anurophorinae s.l. examinés, le premier segment antennaire, le rétinaele et la face ventrale du manubrium sont peu ou pas touchés par la plurichaetose. Dorsalement, les régions axiales des tergites et la tête sont moins touchées que les régions latérales. Mais surtout, l'apparition des soies secondaires suit généralement des règles assez strictes (sauf dans les régions latérales des tergites où elle est plus désordonnée). C'est en particulier le cas dans les genres *Uzelia* ou *Tetracanthella* chez lesquels l'adulte présente un revêtement régulier et stable, un peu plus fourni que le jeune cependant : on peut parler de plurichaetose définie par opposition à la plurichaetose indéfinie des *Isotomurus* par exemple. Nous nous proposons d'ailleurs d'approfondir ce problème dans des publications ultérieures relatives aux *Uzelia*, *Tetracanthella* et genres proches.

VI. GRANDES LIGNÉES DE LA FAMILLE ISOTOMIDAE

Lorsque STACH (1947) propose trois sous-familles au sein des Isotomidae, il précise : « the strict limits between them cannot be established ». De fait, aucun des critères qu'il avance ne permet de différencier ces trois taxons. Après lui, les auteurs ont soit accepté (SALMON, 1964), soit rejeté (GISIN, 1960) les conceptions de STACH, sans apporter de critique constructive.

L'étude chaetotaxique des Isotomidae entreprise ici nous permet de proposer une nouvelle structuration (provisoire !) de la famille. Les caractères fondamentaux à prendre en compte sont les suivants :

- degré de paurochaetose au premier stade ; le plus commode est de le mesurer au niveau de la chaetotaxie sensorielle (rangée accp) ;
- degré d'hétérochaetose : mesuré par le nombre de segments touchés au premier stade et les types de soies présents (macrochètes, trichobothries) ;
- degré et type de plurichaetose : le degré peut être mesuré par l'acquisition ou la non acquisition de soies à antenne I par exemple ; le type est « défini » ou « indéfini » (cf. plus haut) ;
- types de furca (définis plus haut).

Parmi les Isotomidae peu ou pas touchés par la paurochaetose (rangée accp des tergites abdominaux avec 8 soies au minimum), nous trouvons trois lignées :

— La lignée *Coloburella-Ianstachia* présente un tégument fortement granuleux, un revêtement homochaetotique, pas de trichobothries, une chaetotaxie sensorielle fréquemment plurichaetotique, une chaetotaxie ordinaire de soies courtes (asymétriques nombreuses). L'adulte est touché par une intense plurichaetose définie. Les 6 segments abdominaux sont bien séparés. Les appendices sont courts (antennes dépassant de peu la diagonale de la tête). La dens est du type primitif cylindrique (*Ianstachia crassicauda*) ou réduite (*Coloburella zangherii*). Le genre *Ianstachia* Bagnall, 1949, doit être considéré comme valable (espèce-type : *Proisotoma caucasica* Stach, 1947) ; nous n'avons pu examiner que *Ianstachia crassicauda* et *I. cf. recta*, mais ces deux espèces s'éloignent manifestement des autres *Proisotoma* par leur tégument granuleux et l'abondance de leur revêtement sensoriel.

— La lignée *Hydroisotoma* comprend l'unique espèce *Hydroisotoma schaefferi*. Le tégument est lisse (grossissement ordinaire), le revêtement homochaetotique sauf à l'extrémité du corps. Présence de trichobothries lisses. La chaetotaxie sensorielle est abondante (5+5 soies accp au moins de thorax II à abdomen V). Il y a une plurichaetose intense au stade adulte. L'abdomen a 6 segments distincts. Les appendices sont assez longs : antennes nettement plus longues que la diagonale de la tête, furca dépassant légèrement le tube ventral. La dens est du type cylindrique primitif.

— La lignée des Isotominae paraît homogène malgré l'imprécision de ses limites. La chaetotaxie sensorielle abondante est certainement, en dernier ressort, le principal caractère apte à définir la sous-famille. Le tégument est lisse ou faiblement granuleux. Revêtement hétérochaetotique au moins à l'extrémité du corps. Plurichaetose indéfinie chez l'adulte. Antenne I semble toujours atteinte par la plurichaetose chez l'adulte. Appendices longs

ou très longs : antennes $>$ diagonale de la tête, furca dépassant bien le tube ventral. La dens est du type annelé. Au sein de cette lignée, le genre *Isotomurus* a suivi une direction évolutive originale avec apparition de trichobothries ciliées (sans doute à partir de soies banales comme le suggèrent les schémas chaetotaxiques).

Le groupe des Anurophorinae est un ensemble hétérogène qui réunit une chaetotaxie sensorielle réduite. L'hétérochaetose est fréquente. Antenne I est généralement peu ou pas touchée par la plurichaetose. Aucun caractère original (non régressif) ne permet de supposer une unité phylogénique des Anurophorinae ; bien au contraire, la variété des types fureaux et des revêtements suggère l'existence dans cet ensemble de plusieurs lignées distinctes.

Certains genres sont visiblement très proches des Isotominae (*Isotomina*, *Archisotoma*, certains *Proisotoma*, *Folsomia*...) ; d'autres (certains *Proisotoma*) se rapprochent des *Hydroisotoma* ou *Ianstachia* ; d'autres enfin (*Uzella*, *Tetracanthella*, *Tuvia*, *Proctostephanus*, *Cryptopygus*, *Anurophorus*, *Folsomides*, *Isotomodes*, certains *Proisotoma*) constituent des ensembles de formes régressives à dens du type réduit. Le tégument des Anurophorinae n'est jamais fortement granuleux. La plurichaetose et l'hétérochaetose sont variables. Les appendices sont souvent courts. La dens n'est jamais de type cylindrique primitif (? sauf chez certains *Proisotoma* comme *P. schoetti*).

Au total, nous trouvons donc trois lignées certaines et un groupe de genres. Les relations phylogénétiques de ces quatre unités restent obscures ; l'étude de formes primitives comme le genre *Guthriella* apportera peut-être quelques indications.

VII. LES ISOTOMIDAE AU SEIN DES COLLEMBOLS

La rareté des documents gêne considérablement les recherches phylogénétiques chez les Collembolés. Tout d'abord, certaines convergences ont induit en erreur les anciens auteurs : ainsi, le genre *Tetracanthella* possède des épines anales et a pu être placé parmi les *Poduromorpha*. En fait, les épines anales de *Tetracanthella* appartiennent au cinquième segment abdominal, le sixième étant très réduit ; celles des Poduromorphes se développent sur le sixième segment abdominal qui est bien développé. Les « ressemblances » chaetotaxiques tiennent dans les deux groupes à la faible intensité (en général) de la plurichaetose. *Tetracanthella* est en réalité très éloigné des *Poduromorpha* par un grand nombre de caractères.

Il nous paraît intéressant de relever quelques différences chaetotaxiques au premier stade essentielles entre les trois groupes Isotomidae, Entomobryidae et *Poduromorpha*.

Le tableau II renforce l'unité des *Entomobryomorpha* face aux *Poduromorpha*. On doit cependant se souvenir de nos insuffisances sur la connaissance chaetotaxique des Tomoceridae, Oneopoduridae, Onychiuridae, etc.

D'un autre côté, l'origine commune des *Entomobryomorpha* et *Poduromorpha* est attestée par des caractères aussi particuliers qu'une chaetotaxie ventrale céphalique identique aux premiers stades (3 soies x + 3 soies y), une même chaetotaxie labrale (parfois régressée), l'absence de soie au rétinacle et sur la face ventrale du manubrium au premier stade, 3 lignes de 6-7 soies chacune sur les tergites thoraciques et abdominaux, etc.

Il semble bien que les deux groupes ont conservé chacun un stock de caractères chaetotaxiques ancestraux : les soies de thorax I chez les *Poduromorpha*, la chaetotaxie sensorielle

TABLEAU II.

	ISOTOMIDAE	ENTOMOBRYIDAE (<i>Lepidocyrtus curvicolis</i>)	<i>Poduromorpha</i> pars (Hypogastruridae + Neanuridae)
Antenne I (nombre de soies banales)	11	11	7
Chaetotaxie sensorielles, rangée aep/thorax II (nombre primitif de soies)	6+6	? 6+6	1+1
Chaetotaxie sensorielle	variable selon les espèces		invariable
Thorax I (tergite)	0 soie	0 soie	≥ 4 soies
Chaetotaxie non sensorielle dor- sale céphalique (nombre de soies primitif)	≥ 63	68	45

chez certains Isotomidae, etc. La chaetotaxie plus abondante (sauf pour thorax I) chez les Isotomidae primitifs est aussi, sans doute, le résultat d'une évolution paurochaetotique moins poussée que celle des *Poduromorpha*.

Au sein des *Entomobryomorpha*, SZEPTYCKI (1972) avait déjà relevé les ressemblances chaetotaxiques frappantes entre les différentes familles. La chaetotaxie céphalique des Isotomidae et Entomobryidae est venue renforcer ces observations. Enfin, on doit beaucoup attendre d'une étude précise des trichobothries (apparition, répartition) chez les *Isotomurus* et les Entomobryidae, Tomoceridae, etc. Ces soies semblent se développer aux mêmes emplacements chez ces différents groupes, suggérant un ancêtre commun. Si on considère les trichobothries comme une acquisition secondaire (les *Isotomurus* dérivant alors de quelque Isotomidae primitif), on est conduit à placer la dichotomie *Isotomurus* — Entomobryidae après la dichotomie *Isotomurus* — autres Isotomidae dans le temps de l'évolution, ce qui revient à placer l'origine des Entomobryidae au sein des Isotomidae.

CONCLUSIONS

L'étude chaetotaxique des Isotomidae s'avère très fructueuse, du moment qu'elle est effectuée au premier stade de la vie de l'animal.

Les caractères principaux du revêtement chez les dix espèces de cette famille étudiées ici sont les suivants :

- une chaetotaxie céphalique peu variable (premier stade) ;
- une chaetotaxie des tergites très variable selon l'espèce considérée, que ce soit au niveau des soies sensorielles ou des soies ordinaires (premier stade) ;
- une chaetotaxie invariable du labre, de la région ventrale céphalique, des sternites thoraciques et d'abdomen I, II, III, du tube ventral et de la face ventrale du manubrium (premier stade) ;

- un canevas chaetotaxique de base rappelant celui connu chez les *Poduromorpha* ;
- une chaetotaxie sensorielle fixée dès le premier stade et pour toute la vie de l'animal (sur les tergites) ;
- une chaetotaxie ordinaire frappée d'une plurichaetose plus ou moins intense au cours du développement postembryonnaire.

A l'intérieur de la famille Isotomidae, les lignées sont difficiles à caractériser. Nous pouvons en retenir trois principales (Isotominae, lignée de *Hydroisotoma*, lignée de *Coloburella* + *Ianstachia*) auxquelles s'ajoute un groupe hétérogène (?) de genres (Anurophorinae).

Il s'agit évidemment là d'une première approche des relations phylogéniques au sein des Isotomidae ; les recherches devront se poursuivre dans le sens d'une diversification des genres étudiés et de la prise en considération d'autres régions du corps, tout particulièrement la face dorsale du manubrium et les pattes. Dans notre étude en préparation sur le genre *Tetracanthella* et les genres voisins, nous espérons fournir un schéma chaetotaxique de base plus complet pour un certain nombre d'espèces. Souhaitons que des tentatives similaires se développent pour d'autres genres car il ne fait pas de doute qu'actuellement des études chaetotaxiques précises sur les premiers stades de la vie de l'animal sont la seule manière d'éclaircir la structure phylogénique de la famille des Isotomidae.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CASSAGNAU, P., 1974. — Chaetotaxie et phylogénie chez les Collemboles Poduromorphes. *Pedobiologia*, **14** : 300-312.
- CASSAGNAU P., et L. DEHARVENG, 1974. — Les espèces européennes du genre *Triacanthella* (Collemboles). *Nouv. Rev. Ent.*, **4** (3) : 165-180.
- DEHARVENG, L., 1976. — Présence d'un caractère sexuel secondaire chez *Anurophorus serratus* n. sp. (*Collembola* : *Isotomidae*). *Nouv. Rev. Ent.*, **6** (2) : 109-111.
- FJELLBERG, A., 1973. — Some morphological differences between *Proisotoma minuta* (Fullberg, 1871) and *P. clavipila* (Axelson, 1903) (*Collembola-Isotomidae*). *Norsk ent. Tidsskr.*, **20** : 273-274.
- GISIN, 1960. — Collembolenfauna Europas. Genève, 312 p.
- SALMON, 1964. — An index to the Collembola. Vol. I. *Soc. Victoria Univ. of Wellington* (Nouvelle-Zélande), **7** : 1-144.
- STACH, 1947. — The apterygotan fauna of Poland in relation to the world fauna of this group of insects-Family : *Isotomidae*. *Acta Mon. Mus. Hist. Nat. Kraków*, **1** : 1-488.
- SZEPTYCKI, A., 1972. — Morpho-systematic studies of Collembola. III. Body chaetotaxy in the first instars of several genera of the *Entomobryomorpha*. *Acta zool. cracov.*, **17** (15) : 341-372.

Manuscrit déposé le 8 juin 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n^o 455, mars-avril 1977,
 Zoologie 318 : 597-619.

Achévé d'imprimer le 30 juillet 1977.